ARTICULATA 2006 21 (1): 25–34 BIOLOGIE

Computermodell zur Simulation der Eiablage des Heimchens *Acheta domesticus* (L., 1758) (Insecta, Ensifera)

Robert Sturm

Abstract

The study includes a theoretical description of the effect of different environmental factors on the reproduction of *Acheta domesticus* (L., 1758). The mathematical consideration of this relationship was realised by a self-produced computer program, within which the influence of temperature (constant and periodically fluctuating), photo period, food composition, and population density on female fecundity is estimated by the application of regression techniques. For the exhibition of the temporary change of fecundity, different distribution functions (e.g. Weibull, log-normal) are available. The comparison of hypothetical and experimental results for different constant temperatures (20 °C, 27 °C and 34 °C) demonstrates that the introduced model may provide appropriate values for this environmental factor. Besides the significance of the environmental temperature further theoretical calculations also point out food composition and population density as factors being essential for the control of fecundity.

Zusammenfassung

Die Arbeit hat die theoretische Beschreibung der Wirkung unterschiedlicher Umweltfaktoren auf die Eiablage und Fekundität von *Acheta domesticus* (L., 1758) zum Inhalt. Die mathematische Erfassung dieses Zusammenhangs erfolgt mit Hilfe eines eigens angefertigten Computerprogramms, in welchem die Beeinflussung der Fekundität durch Temperatur (konstant und periodisch wechselnd), Photoperiode, Nahrungszusammensetzung und Populationsdichte mittels regressiver Verfahren abgeschätzt wird. Für die Darstellung der zeitlichen Veränderung der Fekundität stehen verschiedene Verteilungsfunktionen (z.B. Weibull, Log-Normal) zur Verfügung. Ein Vergleich von hypothetischen und experimentellen Ergebnissen bei verschiedenen Konstanttemperaturen (20 °C, 27 °C und 34 °C) zeigt, dass das vorgestellte Modell für diesen Umweltfaktor geeignete Werte zu liefern vermag. Weitere theoretische Berechnungen heben neben der Umgebungstemperatur vor allem die Nahrung und Populationsdichte als für die Fekundität entscheidende Faktoren hervor.

Einführung

Entwicklung und Fortpflanzung von Insekten werden in signifikanter Art und Weise von äußeren Faktoren beeinflusst, wobei diese Einflussnahme entweder direkt oder indirekt über die Wirkung auf andere Organismen erfolgen kann (TAUBER et al. 1986, ZASLAVSKI 1988, HOFFMANN 1995). In der Natur ist es im Wesentlichen die Kombination dieser Umweltfaktoren, welche in sich gegenseitig

verstärkender oder kompensierender Form die Verbreitung und Häufigkeit einer Insektenart bestimmen.

Wie umfangreichen Studien der vergangenen Jahrzehnte zu entnehmen ist, übt vor allem die Umgebungstemperatur einen gravierenden Einfluss auf die Entwicklungsdauer und Fekundität, also die von einem Insektenweibchen abgelegte Anzahl an Eiern aus (HOFFMANN 1985, 1995). Die Gesamtzahl der produzierten Eier ist unter anderem eine Funktion der Körpergröße der Insektenweibchen, auch dann, wenn die Entwicklung der Gonaden erst nach der Metamorphose stattfindet und die Eiproduktion sich über einen längeren Zeitraum erstreckt. Die Körpergröße wiederum steht in engem Zusammenhang mit der von der äußeren Temperatur kontrollierten Nahrungsaufnahme, Stoffwechselrate und digestiven Funktion. Die Fekundität erreicht mit sich erhöhender Umgebungstemperatur zumeist relativ rasch ein Maximum, fällt jedoch bei weiterer Temperatursteigerung ebenso schnell wieder ab, weshalb für viele Insekten ein thermischer Vorzugsbereich definiert werden kann. Eine besondere Rolle für die Fortpflanzungsrate spielen Wechseltemperaturen, welche – wie am Beispiel von *Gryllus bimaculatus* (DE GEER, 1773) deutlich gezeigt werden konnte (HOFFMANN 1974, BEHRENS et al. 1983) – je nach Anzahl der Fluktuationen pro 24 h und Wahl der Temperaturen im Vergleich zur mittleren Konstanttemperatur nochmals zu einer Verdopplung der Anzahl der abgelegten Eier führen können.

Neben der Umgebungstemperatur gilt die Photoperiode – darunter versteht man den rhythmischen Wechsel zwischen Licht und Dunkelphase – als entscheidender exogener Faktor, wobei die Dauer der Beleuchtung vor allem in den gemäßigten und arktischen Breiten eng mit der Wachstumsgeschwindigkeit der Insekten korreliert (HOFFMANN 1995). Zudem bestimmt die Photoperiode neben der Temperatur die Auslösung von Dormanz. Nicht unberücksichtigt beim Studium der Entwicklung und Fortpflanzung von Insekten dürfen auch das Nahrungsangebot und die Populationsdichte bleiben. MERKEL (1977) konnte für *G. bimaculatus* eine Erhöhung der larvalen bzw. adulten Wachstumsgeschwindigkeit und der Fortpflanzungsrate mit steigendem Proteingehalt der zur Verfügung gestellten Nahrung beobachten. Die Populationsdichte ihrerseits steht in engem Zusammenhang mit intraspezifischer Konkurrenz um Nahrung, Brutstätten und Verstecke, weshalb für viele Insektenarten beim Überschreiten einer bestimmten Abundanz eine negative Korrelation zwischen diesem Faktor und der Fortpflanzungsrate festgestellt werden konnte (HOFFMANN 1995).

Modelle zur Beschreibung des Zusammenhangs zwischen Insektenentwicklung bzw. -fortpflanzung und externen Faktoren haben bislang nur in sehr geringer Zahl Eingang in die Literatur gefunden. In Bezug auf die Relation zwischen Entwicklungsgeschwindigkeit (embryonal und larval) und Umgebungstemperatur sei hier auf die von JANISCH (1925) eingeführte Kettenlinienfunktion verwiesen, welche in weiterer Folge u.a. von BURSELL (1964) sowie RATTE (1985) wieder aufgegriffen wurde. Zum besseren Verständnis der Wirkung von wechselnden Temperaturen auf Insekten wurde bereits von KAUFMANN (1932) das Konzept der Temperatursummenregel definiert, das auf dem Produkt aus Entwicklungszeit und effektiver Temperatur (Differenz aus Umgebungstemperatur und unterer Schwellentemperatur) basiert und noch gegenwärtig für ökologische Fragestel-

lung breite Anwendung findet (z.B. SHARPE & DEMICHELE 1977, BEHRENS et al. 1983). In jüngerer Zeit wurde alternativ zur Temperatursummenregel das Konzept der Summierung von Entwicklungsraten vorgestellt (EUBANK et al. 1973, RATTE 1985), welches die Komplexität der Insektenentwicklung vor allem bei rasch fluktuierenden Temperaturen besser darzustellen vermag. Einflüsse anderer exogener Faktoren auf die Entwicklungsgeschwindigkeit fanden bislang lediglich periphere Berücksichtigung.

Ähnliche Überlegungen zur theoretischen Beschreibung der Fortpflanzungsrate und Lebensdauer fehlen trotz ihrer Wichtigkeit insbesondere für Zuchten noch völlig und sollen in der vorliegenden Arbeit am Beispiel von *Acheta domesticus* vorgestellt werden. Das hier beschriebene Modell erlaubt die Berechnung der Fekundität und deren Abhängigkeit von verschiedenen Umweltfaktoren. Zur Validierung des Modells wurden Teile der theoretischen Ergebnisse mit experimentellen Daten verglichen.

Material und Methoden

Modellbeschreibung: Im folgenden sollen jene für die Simulation der Fekundität wesentlichen Modellparameter kurz dargestellt werden. Wie dem Eingabeformular des der Modellierung zugrunde liegenden Computerprogramms in Abb. 1b entnommen werden kann, steht für die theoretischen Berechnungen eine breite Palette an Variationsmöglichkeiten zur Verfügung. Die in der allgemeinen Information zu erfolgende Auswahl der Grillenart stellt einen für die weiteren Kalkulationen essenziellen Parameter dar, da alle im Programm erstellten Regressionen und Verteilungen auf artspezifischen Koeffizienten beruhen (Tab. 1). Zurzeit besteht die Möglichkeit, zwischen vier Grillenarten, nämlich *Acheta domesticus*, *Gryllus bimaculatus*, *Gryllus assimilis* (L., 1758) und *Teleogryllus commodus* (WALKER, 1869) zu wählen, da für diese Spezies zum Teil ausführliches ökophysiologisches Datenmaterial in der Literatur zur Verfügung steht (z.B. GHOURI & MCFARLANE 1958, HOFFMANN 1974, 1985, BEHRENS et al. 1983, STURM 1999, 2002). Bei der Eingabe der externen Faktoren ist zuerst zwischen konstanten und wechselnden Temperaturbedingungen zu wählen, wobei in ersterem Falle lediglich die Eingabe einer mittleren Temperatur nötig ist, in letzterem Falle hingegen die beiden alternierenden Temperaturen und deren jeweilige Dauer angegeben werden müssen. Weitere Eingabeparameter sind die Relative Luftfeuchtigkeit, die Photoperiode mit Dauer der Licht- und Dunkelzeit, das verabreichte Futter und dessen ungefährer Proteingehalt sowie die Populationsdichte, d.h. die im Zuchtgefäß vorherrschende, hochgerechnete Anzahl an Individuen pro m^2. Bei den Modellparametern besteht die Möglichkeit der Auswahl jener dem Fekunditätsgraphen (Anzahl der abgelegten Eier in Abhängigkeit von der Zeit) zugrunde liegenden Verteilung bzw. die Definition einer eigenen Verteilungsfunktion. Die Kennwerte der Verteilung wie Startwert (= Einsetzen der Eiablage), Maximum (= Höchstwert der abgelegten Eier), Halbwertsbreite (= Zeitraum, innerhalb welchem mehr als 50% des Höchstwertes abgelegt werden) und Fläche unter der generierten Kurve (= totale Fekundität) werden für jede Grillenart getrennt durch regressive Verfahren bestimmt, wobei in Tab. 1 entsprechende Koeffizienten von Regressionskurven der Form $y = a*\exp(b*x)$ am Beispiel von

A. domesticus dargestellt sind. Für den Zusammenhang zwischen Fekundität und Umgebungstemperatur findet die Temperatursummenregel Anwendung, da diese eventuelle Einflüsse wechselnder Temperaturen in geeigneter Weise zu beschreiben vermag. In Bezug auf Photoperiode und Nahrung werden jeweils Regressionen angenommen, die einen linearen Anstieg der Fekundität mit der Lichtdauer und dem Proteingehalt des Futters vorsehen. Die Beeinflussung der Eiablage durch die Populationsdichte basiert auf den Annahmen, dass die Anzahl der Konkurrenten positiv mit der Individuendichte korreliert, was häufigere Interaktionen zwischen zwei Individuen bis hin zu direkter gegenseitiger Schädigung bewirkt. Dadurch und durch die gleichzeitige Verknappung der Requisiten und Ressourcen nimmt die Fekundität exponentiell mit der Populationsdichte ab. Die Ausgabe der Ergebnisse der Simulationen erfolgt in numerischer und graphischer Form (Abb. 1c, d), wobei ein Liniendiagramm, welches die Eiablage in Abhängigkeit von der Zeit beschreibt, sowie ein Box-Plot mit der im Abstand von fünf Tagen erfolgenden Oviposition zur Auswahl stehen. Die numerischen Ergebnisse enthalten die Lebensdauer der Grillenspezies in Tagen, die totale Fekundität, die mittlere tägliche Fekundität, den Start der Oviposition (Tage nach der Imaginalhäutung), den Zeitpunkt des Ablagemaximums und die Anzahl der dabei abgelegten Eier, die Halbwertsbreite der Verteilung in Tagen und schließlich die Länge der Ovipositionsperiode in Tagen.

Experimente: Experimente zur teilweisen Validierung der Modellberechnungen wurden mit *A. domesticus* in einer Klimakammer an der Universität Salzburg durchgeführt. Es erfolgte lediglich eine Variation der Temperatur (20 °C, 27 °C und 34 °C), während die anderen oben beschriebenen Umgebungsparameter konstant belassen wurden. Die Relative Luftfeuchtigkeit in der Klimakammer betrug 60% (± 10%), die Dauer der Licht- und Dunkelperiode jeweils 12 Stunden. Als Nahrung wurde den Adulttieren täglich frischer Salat, Trockenfutter (Rattendiät Altromin 1222) und Wasser in Form befeuchteter Wattepads geboten. Der Gesamtproteingehalt des Futters schwankte zwischen 20 und 30%. Die adulten Weibchen wurden in mit Papier und Nahrung befüllten Glasbehältern (Volumen: 5 Liter) gehalten, wobei die hochgerechnete Populationsdichte 200 Individuen pro m^2 nicht überstieg.

Tab. 1:
Wichtige Kenngrößen der Fortpflanzung von *Acheta domesticus* und ihre Abhängigkeit von der Temperatursumme. Die Koeffizienten a und b sind Bestandteil von Regressionskurven der mathematischen Form $y = a^* \exp(b^*x)$.

Koeffizienten	**a**	**b**
Mittleres Körpergewicht, mg	537,51	-0,0003
Lebensdauer, d	58,502	-0,0008
Dauer der Eilegeperiode, d	52,062	-0,0008
Totale Fekundität	300,27	0,0012
Fekundität pro Tag	6,4099	0,0032
Zeitpkt. der max. Fek., d	63,043	-0,0027
50 % der tot. Fek., d	47,802	-0,0016

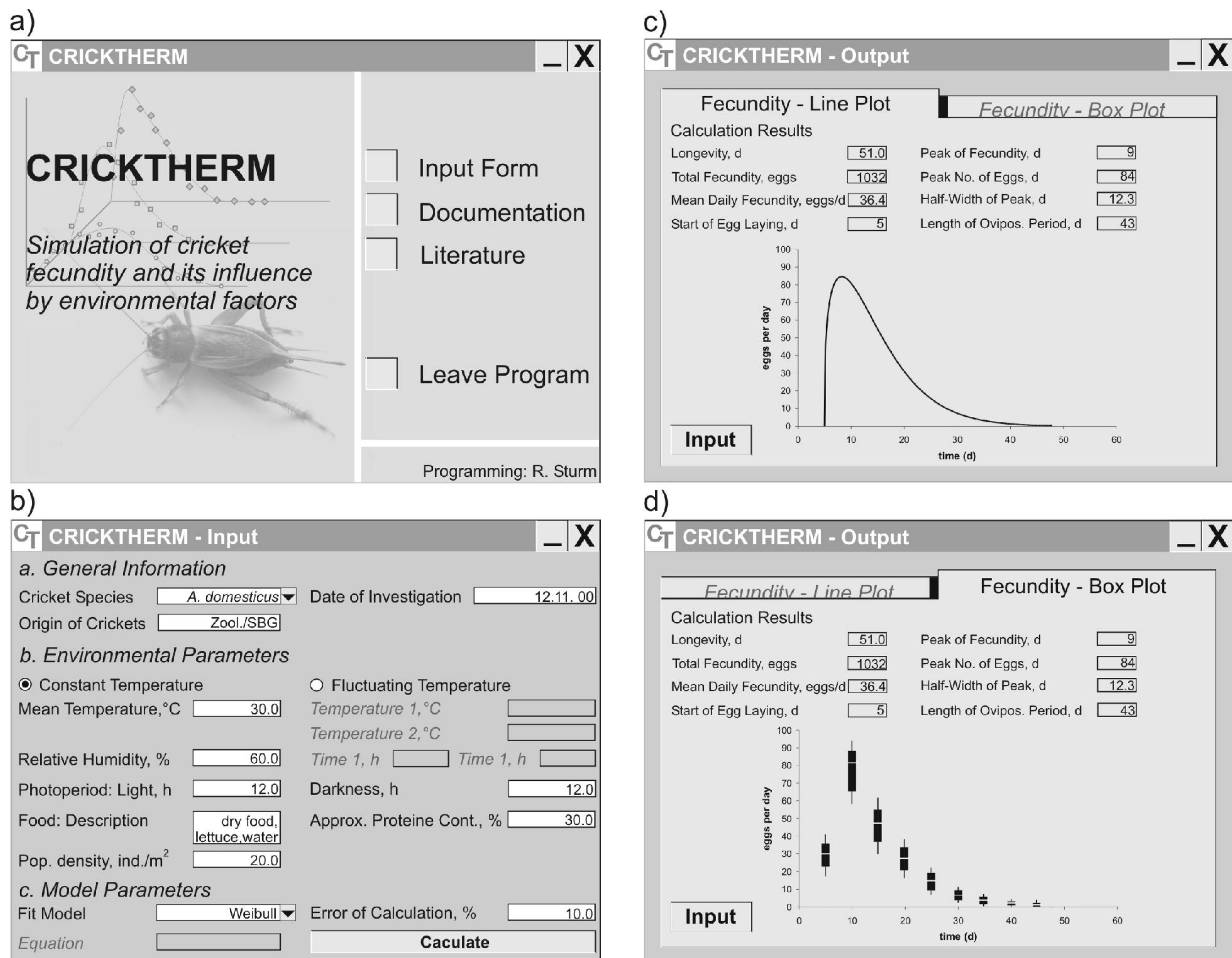


Abb. 1: Computerprogramm (CRICKTHERM) zur Simulation der Eiablage bei verschiedenen Grillenarten. a) Eingangsfenster, b) Eingabefenster, c) und d) Ergebnisfenster.

Ergebnisse

Der hypothetische und experimentell ermittelte Zusammenhang zwischen Eiproduktion und konstanter Umgebungstemperatur ist in Abb. 2 für 20 °C, 27 °C und 34 °C dargestellt, wobei die restlichen Umweltparameter in der oben beschriebenen Art und Weise festgelegt wurden. Wie den Graphen der Abbildung entnommen werden kann, kommt es laut Modell im angegebenen Temperaturbereich zwischen 20 °C und 34 °C zu einem signifikanten Anstieg der totalen Fekundität (1056 Eier bei 34 °C gegenüber 247 Eier bei 20 °C), einer mehr als vierfachen Erhöhung des Maximums (84 Eier/d bei 34 °C gegenüber 18 Eier/d bei 20 °C), einem um drei Tage früheren Eintreten der Oviposition und einer Verschiebung des Maximums in Richtung Imaginalhäutung um 10 Tage. Die Halbwertsbreiten der Verteilungen nehmen mit steigender Temperatur kontinuierlich ab, d.h. die Hauptphase der Oviposition, in welcher täglich mehr als 50% des Maximalwertes an Eiern abgelegt werden, wird in ihrer Dauer sukzessive verkürzt. Der Vergleich der Modellkurven mit aus den Experimenten erhaltenen Werten bringt recht deutlich zum Ausdruck, dass die theoretischen Aussagen zumindest bei Konstanttemperaturen durchaus ein brauchbares Bild der Realität

zu zeichnen vermögen. Abweichungen zwischen theoretischen und experimentellen Daten liegen im relevanten Bereich in der Größenordnung von 0 bis 40% (Tab. 2).

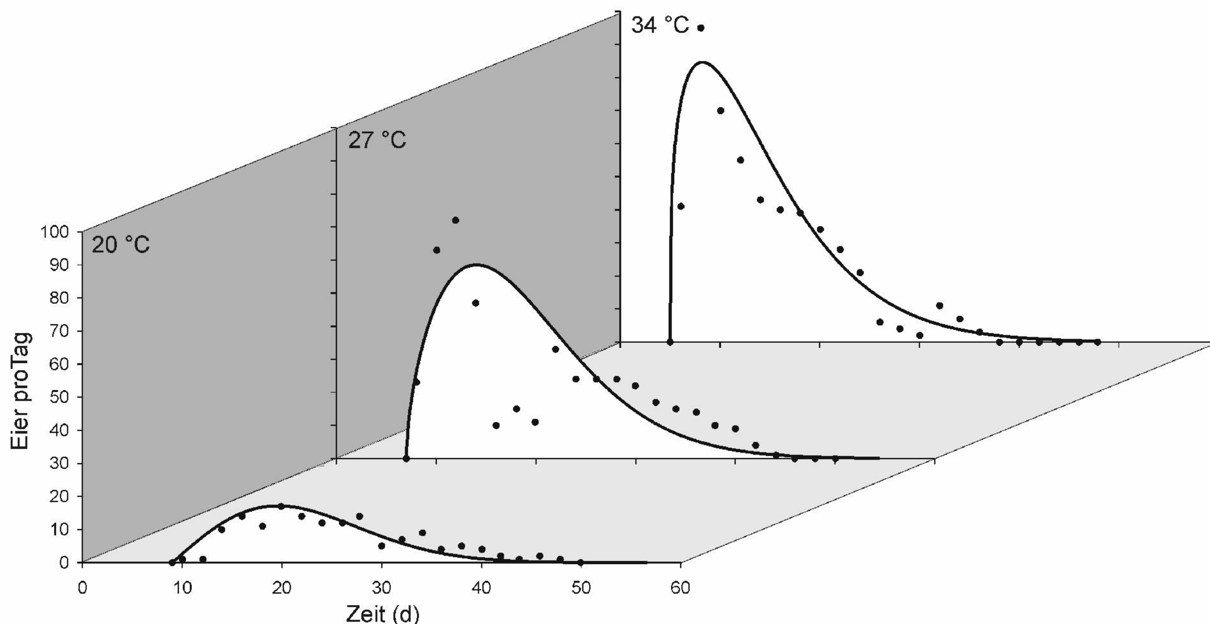


Abb. 2: Tägliche Eiblageraten von *Acheta domesticus* bei drei verschiedenen Umgebungstemperaturen. Vergleich zwischen experimentellen Daten (Punkte) und Modelldaten (Linie).

In Abb. 3 sind weitere Ergebnisse von Modellberechnungen zusammengefasst, bei welchen jeweils einer der oben erläuterten externen Parameter variiert wurde, während für die übrigen Faktoren konstante Werte angenommen wurden. Die theoretische Wirkung von Wechseltemperaturen auf die Fortpflanzung von *A. domesticus* (Abb. 3a) ist dabei durch einen etwa 20%-igen Anstieg der Fekundität mit wachsender Temperaturdifferenz gekennzeichnet (für beide Temperaturen wird eine Dauer von jeweils 12 h angenommen). Die Veränderung des Kurvenverlaufs erfolgt in ähnlicher Weise wie bei den Konstanttemperaturen, d.h. die Verteilung erreicht mit einem Anstieg der Temperaturdifferenz höhere Werte, wird schmaler und tendiert zunehmend zu einer Rechtsschiefe. Eine weniger deutliche Auswirkung auf die Fortpflanzung ergibt sich durch eine theoretische Steigerung der Lichtdauer von 12 auf 16 h (27 °C, P-30%, 200 Individuen pro m^2; Abb. 3b). Hier beträgt die Erhöhung der totalen Eiablage lediglich etwa 5%. Der Proteingehalt der Nahrung wirkt sich wesentlich deutlicher auf die Fekundität von *A. domesticus* aus, wie ein Vergleich der P-10%- und P-50%-Kurven in Abb. 3c zum Ausdruck bringt (restliche Parameter: 27 °C, Photoperiode 12/12 h, 200 Individuen pro m^2). Die totale Eiablage differiert zwischen diesen beiden Werten etwa um einen Faktor 3 (312 Eier bei P-10% gegenüber 872 Eier bei P-50%). Die theoretische Wirkung der Populationsdichte auf die Fortpflanzung ist schließlich in Abb. 3d gezeigt (27 °C, 12/12 h, P-30%). Hier lässt sich die oben beschriebene exponentielle Abnahme der Fekundität mit steigender Anzahl an Individuen pro m^2 näherungsweise wieder erkennen.

Tab. 2: Numerischer Vergleich theoretischer und experimenteller Ergebnisse für eine konstante Umgebungstemperatur von 34 °C (vgl. Abb. 2).

Zeit (d)	**Eier/d, theor.**		**Eier/d, exp.**		**Differenz**
	MW	**STAB**	**MW**	**STAB**	
5	0	0.0	0	0.0	0
6	71	17.1	48	11.5	23
8	85	20.0	95	26.7	-10
10	81	20.1	70	16.9	11
12	71	19.9	55	13.7	16
14	60	20.6	43	8.7	17
16	49	10.5	40	14.2	9
18	39	15.0	39	12.1	0
20	31	11.5	34	10.1	-3
22	24	7.6	28	7.6	-4
24	18	5.0	21	8.0	-3
26	13	5.1	6	1.3	7
28	10	3.7	4	0.9	6
30	7	2.6	2	0.5	5
32	5	1.9	11	4.1	-6
34	4	0.9	7	2.2	-3
36	3	0.6	3	0.7	0
38	2	0.6	0	0.0	2
40	1	0.4	0	0.0	1
42	1	0.2	0	0.0	1
44	1	0.2	0	0.0	1
46	0	0.1	0	0.0	0
48	0	0.1	0	0.0	0
50	0	0.0	0	0.0	0
Total	**577**		**506**		**71**

Durch Vervierfachung der Populationsdichte sinken die maximale Anzahl täglich abgelegter Eier und die totale Fekundität etwa auf die Hälfte ab, während sich die Halbwertsbreite der Verteilung im Gegensatz dazu nahezu verdoppelt.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass alle in Betracht gezogenen externen Parameter zumindest in der Theorie mit unterschiedlicher Intensität auf die Fekundität der Grillenweibchen einwirken. Die signifikantesten Effekte sind dabei durch Veränderung sowohl der Umgebungstemperatur als auch der Nahrungszusammensetzung und Populationsdichte zu beobachten.

Diskussion

Detaillierte Kenntnis der Reproduktion von Insekten ist in zweierlei Hinsicht von Bedeutung, nämlich dort, wo diese Organismen in teils riesigen Schwärmen als Schädlinge auftreten, und dort, wo man sie für experimenteller Forschung oder als Futtertiere züchten möchte. Besonders beliebte Modellorganismen sowie Futtertiere für Reptilien und Amphibien stellen heimische und exotische Grillen dar, weil sie bereits unter relativ einfachen Gegebenheiten gezüchtet werden können und ihre Population in kurzer Zeit eine rasche Vergrößerung erfährt.

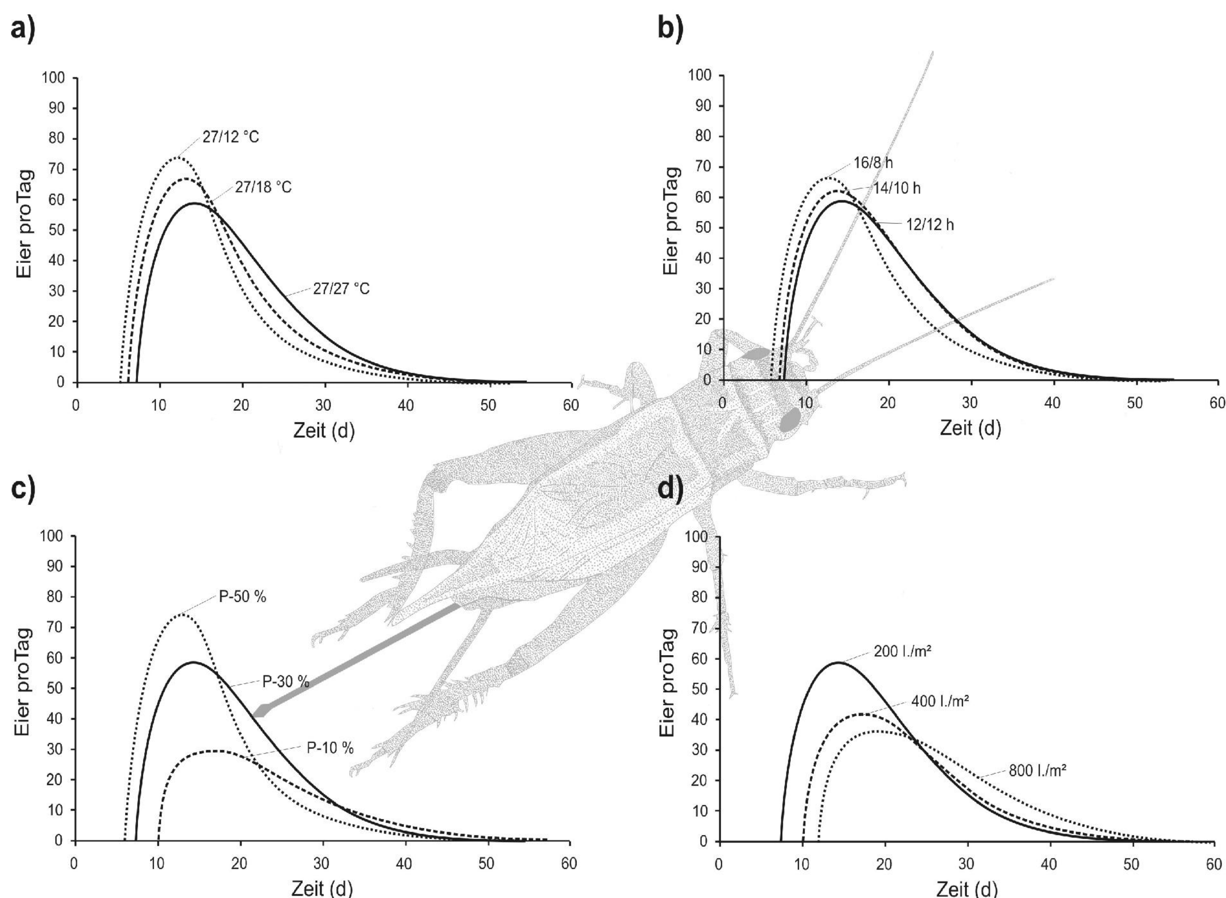


Abb. 3: Modellvorhersagen in Bezug auf die Fekundität von *Acheta domesticus* bei Variation unterschiedlicher Umweltfaktoren. a) Wechseltemperaturen, b) Dauer von Licht- und Dunkelperiode, c) Proteingehalt in der Nahrung, d) Populationsdichte.

Zu dieser Insektengruppe wurden in den vergangenen Jahrzehnten zahlreiche ökophysiologische Daten publiziert, welche vor allem den Einfluss von Temperatur und Nahrung auf ihre Entwicklung und Reproduktion beschreiben (GHOURI & MCFARLANE 1958, HOFFMANN 1974, 1985, MERKEL 1977, BEHRENS et al. 1983, STURM 1999, 2002). Es konnte dabei übereinstimmend festgehalten werden, dass innerhalb eines thermischen Vorzugsbereiches sowohl Wachstumsgeschwindigkeit als auch Fortpflanzungsrate mit der Temperatur und dem Proteingehalt der Nahrung ansteigen. Dieser Anstieg erfolgt je nach Verwendung von konstanten oder zeitlich fluktuierenden Umgebungstemperaturen unterschiedlich stark (HOFFMANN 1974, BEHRENS et al. 1983). Ähnliche Aussagen über die Wirkung anderer Umweltfaktoren auf die Grillenentwicklung und -reproduktion waren aufgrund der fehlenden experimentellen Basis zwar eher von hypothetischer Natur, doch wurde vor allem der Photoperiode, welche maßgeblich an der Ausbildung von Dormanzen mitwirkt, und der Populationsdichte eine diesbezüglich tragende Rolle eingeräumt (HOFFMANN 1995). In der vorliegenden Studie wurde versucht, sich insbesondere diesen Umweltfaktoren in theoretischer Weise zu nähern, um ein umfassenderes Bild der Wechselwirkung zwischen Grillenreproduktion und Umweltfaktoren zu erhalten.

Zu diesem Zweck wurde ein Computerprogramm erstellt, welches die Fekundität verschiedener Grillenarten in Abhängigkeit von den genannten Faktoren zu simulieren vermag und die Reproduktionsrate als Funktion der Zeit darstellt. Bezüglich konstanter Umgebungstemperaturen entsprach der vom Programm ermittelte Trend (Erhöhung der Fekundität mit steigender Temperatur) relativ exakt den experimentellen Ergebnissen, wobei Abweichungen vor allem auf Vereinfachungen bei der Modellbildung, systematische Fehler im Experiment und hohe intersubjektive Variabilitäten zurückgeführt werden können.

Der für Wechseltemperaturen berechnete Trend zeigt in wesentlichen Punkten ebenfalls eine Übereinstimmung mit Ergebnissen aus der Literatur (z.B. BEHRENS et al. 1983). Theoretischen und experimentellen Daten zufolge steigt die Fekundität mit der Temperaturdifferenz an. Unterschreitet eine der beiden Wechseltemperaturen dabei die untere Schwellentemperatur, so wird nach der gängigen Theorie die Reproduktion auf die Hochtemperaturphase beschränkt und erfährt dort eine überproportionale Erhöhung, d.h. das Weibchen vermag seine physiologischen Funktionen in nahezu perfekter Weise an derartige thermische Gegebenheiten anzupassen. Die Beeinflussung der Reproduktion durch die Photoperiode konnte als weniger bedeutend eingestuft werden, da wahrscheinlich der Tag-Nacht-Zyklus für die physiologischen Abläufe eine eher geringere Rolle spielt. Gänzlich anders verhält es sich mit der Nahrung, welche – wie schon MERKEL (1977) bemerkte – aufgrund der Wirkung auf den Energiehaushalt des Tieres einen nicht zu unterschätzenden Faktor darstellt. In Bezug auf die Reproduktion lässt sich diese Wechselwirkung auf einen einfachen Nenner bringen: Je mehr Energie (ausgedrückt durch den Proteingehalt der Nahrung) dem Weibchen zur Verfügung gestellt wird, desto mehr davon kann es in die Fortpflanzung – sprich die Produktion von Eiern – investieren. Die theoretisch negative Einflussnahme einer zu hohen Populationsdichte auf die Fortpflanzung schließlich lässt sich anhand von Fallbeispielen aus der Natur durchaus belegen. Bei Insekten führt eine Überpopulation zu einer Nahrungsverknappung, was wie im Falle der Grillen zu einer Deckung des Eiweißbedarfes durch Kannibalismus und einer Rückstellung der Fortpflanzungsaktivität führen kann. Zusammenfassend lässt sich anmerken, dass für eine Steigerung der Zuchteffizienz alle diskutierten Umweltfaktoren, vor allem aber die Umgebungstemperatur, Nahrung und Populationsdichte in verstärktem Maße zu berücksichtigen sind. Die genaue ökophysiologische Wirkungsweise insbesondere des letztgenannten Faktors wird in Zukunft noch auf experimentellem Wege zu klären sein.

Verfasser:
Mag. Dr. Robert Sturm
Brunnleitenweg 41
A-5061 Elsbethen
Österreich
E-Mail: Robert.Sturm@sbg.ac.at

Literatur

BEHRENS, W., HOFFMANN, K.H., KEMPA, S., GÄßLER, S. & MERKEL-WALLNER, G. (1983): Effects of diurnal thermoperiods and quickly oscillating temperatures on the development and reproduction of crickets, *Gryllus bimaculatus*. – Oecologia 59: 279–287.

BURSELL, E (1964): Environmental aspects: temperature. – In: ROCKSTEIN, M. (Hrsg.): The Physiology of Insecta. Volume I. – Academic Press, New York: 283–321.

EUBANK, W.P., ATMAR, J.W. & ELLINGTON, J.J. (1973): The significance and thermodynamics of fluctuating versus static thermal environments in *Heliothis zea* egg development rates. – Environmental Entomology 2: 491–498.

HOFFMANN, K.H. (1974): Wirkung von konstanten und tagesperiodisch alternierenden Temperaturen auf Lebensdauer, Nahrungsverwertung und Fertilität adulter *Gryllus bimaculatus*. – Oecologia 17: 39–54.

HOFFMANN, K.H. (1985): Environmental physiology and biochemistry of insects. – Springer, Heidelberg.

HOFFMANN, K.H. (1995): Fortpflanzung und Entwicklung. – In: GEWECKE, M. (Hrsg.): Physiologie der Insekten. – Gustav Fischer, Stuttgart, Jena, New York: 69–110.

GHOURI A.S.K. & MCFARLANE J.E. (1958): Observations on the development of crickets. – Canadian Entomologist 90: 158–165.

JANISCH, F. (1925): Über die Temperaturabhängigkeit biologischer Vorgänge und ihre kurvenmäßige Analyse. – Pflügers Archiv 209: 414–436.

KAUFMANN, O. (1932): Einige Bemerkungen über den Einfluss von Temperaturschwankungen auf die Entwicklungsdauer und Streuung bei Insekten und seine graphische Darstellung durch Kettenlinie und Hyperbel. – Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 25: 354–361.

MERKEL, G. (1977): The effects of temperature and food quality on the development of *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera, Gryllidae). – Oecologia 30: 129–140.

RATTE, H.T. (1985): Temperature and Insect Development. – In: HOFFMANN, K.H. (Hrsg.): Environmental physiology and biochemistry of insects. – Springer, Heidelberg: 33–66.

SHARPE, O.J.H. & DEMICHELE, D.W. (1977): Reaction kinetics of poikilotherm development. – Journal of Theoretical Biology 64: 649–670.

STURM R. (1999): Einfluss der Temperatur auf die Eibildung und Entwicklung von *Acheta domesticus* (L.) (Insecta: Orthoptera: Gryllidae). – Linzer biologische Beiträge 31 (2): 731–737.

STURM R. (2002): Einfluss der Temperatur auf die Embryonal- und Larvalentwicklung bei verschiedenen Grillenarten (Insecta: Orthoptera). – Linzer biologische Beiträge 34 (1): 485–502.

TAUBER, M.J., TAUBER, C.A. & MASAKI, S. (1986): Seasonal adaptions of insects. – Oxford University Press, Oxford.

ZASLAVSKI, V.A. (1988): Insect development. Photoperiods and temperature control. – Springer, Berlin.